

UNE SOUS-FAMILLE MONOTYPIQUE DE WINTERACEÆ ENDÉMIQUE A MADAGASCAR : LES TAKHTAJANIOIDEÆ

J.-F. LEROY

LEROY, J.-F. — 16.06.1978. Une sous-famille monotypique de Winteraceæ endémique à Madagascar : les Takhtajanioideæ, *Adansonia*, ser. 2, 17 (4) : 383-395. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : La plante malgache décrite par CAPURON sous le nom de *Bubbia perrieri* est considérée ici comme le type d'un genre nouveau *Takhtajania* Baranova & Leroy. Une hypothèse est formulée d'après laquelle le gynécée uniloculaire n'en est nullement unilocarpellé, mais constitué de deux carpelles ouverts. L'acquisition de ce caractère est un grand événement dont la signification dans l'évolution des *Winteraceæ* est discutée. La singularité du genre justifie la création de la sous-famille des *Takhtajanioideæ* ci-dessous définie.

SUMMARY: The plant of Madagascar described by CAPURON as *Bubbia perrieri* belongs to a new genus which is described in this paper as *Takhtajania* Baranova & Leroy. The hypothesis is put forward that the unilocular gynoecium of this plant is not unilocarpellate but composed of two open carpels, and the truly remarkable evolutionary significance of this character within the *Winteraceæ* is discussed. Moreover, *Takhtajania* is placed in a new subfamily the description of which is given.

Jean-François Leroy, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Les conclusions présentées dans cette note résultent de deux ensembles de recherches effectuées indépendamment, les unes par M. BARANOVA, à Léninegrad, sur les caractères épidermiques des *Winteraceæ*, les autres, par moi-même, à Paris, sur la morphologie des organes reproducteurs de l'espèce malgache nommée *Bubbia perrieri* Capuron, seule représentante de la famille dans l'aire africano-malgache.

Cette plante, dont on ne connaît qu'une seule et unique récolte (*Perrier de la Bâthie 10158*, mai 1909, Massif du Manongarivo, vers 1700 m d'altitude) fut sommairement étudiée par son découvreur lui-même, dont voici, *in extenso*, les notes d'herbier :

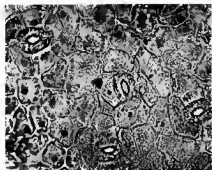
« Arbre de 5-12 m à feuilles persistantes, à écorce épaisse, à saveur brûlante, à odeur aromatique forte. Inflorescence rougeâtre pendante. Fl. : calice gamosépale 4-ondulé avec 2 ondulations latérales plus grandes + 4 pétales (2 recouverts, 2 recouvrants) + 7-11 pétales plus étroits + étamines nombreuses (de *Tetracera*) à filet épais, dilaté au connectif et portant 2 sacs arrondis sur les côtés. Stigmate constitué par une plaque glanduleuse jaune, irrégulièrement lobé, mais plus dilaté sur deux côtés, à bords rabattus.

Ovaire comprimé à 1 seule loge multiovulée, à ovules pendants. Les pétales externes peuvent varier de 5×3 mm à 9×5 mm, et toute la fleur dans les mêmes proportions. Les pétales sont rouge sombre et liserés de blanc. Étamines rouge sombre ». Ailleurs, il écrit : « F. isolées, à points translucides, sans stipules. Calice externe à 3-4 div. arrondies soudées à la base, valvaires; calice interne à 4-5 div. soudées à la base, imbriquées. 7-11 pétales libres, étroits, imbriqués. 12 étamines d'Annonacées. 1 ovaire uniloculaire, atténué et courtement stipité à la base, surmonté d'un style très court... 5-11 ovules pendants, insérés au sommet de la loge et sur un placenta qui descend d'un côté jusque vers le milieu. Étamines et feuilles d'Annonacées. Calice et corolle en 3 verticilles, peut-être plus nombreux mais ovaire uniloculaire à 1 placenta pariétal et apical. Annonacées? Dilléniacées?... L'ovaire n'est pas tout à fait central, et sa constitution et sa forme indiquent bien un carpelle d'une fleur polycarpellée à carpelles libres ».

L'herbier porte en outre un *determinavit* J. GHESQUIÈRE (spécialiste des *Annonaceae*): « Magnol. », et quelques notes de HUMBERT renvoyant à des travaux sur *Bubbia* et *Drimys*. Mais c'est CAPURON qui devait prendre la responsabilité d'établir formellement le statut de la plante sous le nom de *Bubbia perrieri* (5). Par la suite STRAKA (1963, 1975), puis, sur ma demande, D. LOBREAU-CALLEN (1976) en ont décrit les pollens.

En 1972, la publication des travaux de BARANOVA (2) sur le limbe foliaire, qui révélait une structure épidermique insoupçonnée propre au *Bubbia perrieri*, avait donné le signal quant à la nécessité d'une reconsidération taxonomique. Cet auteur montrait que l'appareil stomatique toujours de type paracytique (rubiacéen) dans l'ensemble des *Magnoliaceae-Winteraceae* est cependant anomocytique (ranunculacéen) chez un taxon, un seul, de chaque famille : *Liriodendron* et *Bubbia perrieri*, et, fait également particulier (se retrouvant seulement chez quelques éléments du *Tasmannia*, par ailleurs à stomates paracytiques) que les stomates du *B. perrieri* sont presque entièrement recouverts par les rebords des parois cellulaires (outer stomatal ledges). Voici ce qu'écrivait BARANOVA : « *B. perrieri*... has anomocytic stomates (Pl. 1, 1) and well developed outer stomatal ledges (the only exception is *Tasmannia piperata* (Pl. 1, 5), which has paracytic stomates like other *Winteraceae* but also has fairly well developed outer stomatal ledges, approaching but not matching *B. perrieri* in this respect). Furthermore, the epidermal walls of the guard cells in *Bubbia perrieri* are thin and even difficult to see, in contrast to all the other *Winteraceae* that I studied, in which they are of ordinary type or more often more or less thickened and cutinized. *B. perrieri* is also geographically isolated from the other species of *Bubbia*, occurring in Madagascar, whereas the others are in the Southwest Pacific. In his description of *B. perrieri*, CAPURON noted also that it has a peculiar stigma and inflorescence, and he expressed some doubt that the species properly belongs to *Bubbia*. The taxonomic position of *B. perrieri* merits careful reconsideration ».

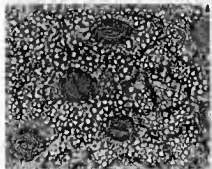
La découverte de BARANOVA fut confirmée une année plus tard par BONGERS (3), lequel ajouta même que seul parmi les *Winteraceae*, *B. perrieri* présentait des stomates toujours dépourvus de ce que BAILEY & NAST



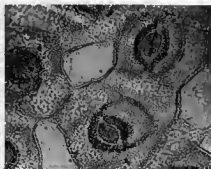
Takhtajania



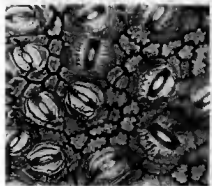
Takhtajania



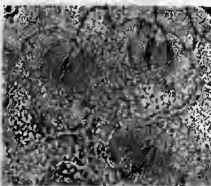
Bubbia auriculata



Bubbia oligocarpa



Tasmania piperata



Zygogynum vieillardii

Pl. I. — Appareil stomatique : *Takhtajania perrieri* (Capuron) Baranova & Leroy : lower epidermis, LM, $\times 400$, showing anomocytic stomatal apparatus (*Perrier de la Bathie 10158*); stoma with well developed outer stomatal ledges, SEM, $\times 3700$ (*Perrier de la Bathie 10158*); *Bubbia oligocarpa* (Schlechter) Buril, lower epidermis, LM, $\times 400$, showing paracytic stomatal apparatus, stomata without conspicuous outer stomatal ledges (*Lam 794*); *Bubbia auriculata* Van Tieghem, lower epidermis, LM, $\times 400$, showing stomata with alveolar plugs (*McKee 4813*); *Tasmania piperata* (Hook. f.) Miers, lower epidermis, LM, $\times 400$, showing paracytic stomatal apparatus, stomata with well developed outer stomatal ledges (*Miers 10380*); *Zygogynum vieillardii* Baill., lower epidermis, LM, $\times 400$, showing paracytic stomatal apparatus, stomata without conspicuous outer stomatal ledges, with alveolar plugs (*McKee 4513*). — Photos BARANOVA (LM : Light Microscope; SEM : Scanning Electronic Microscope).

avaient appelé « alveolar matter », substance semblant constituée de cutine et pouvant boucher les orifices stomatiques. « The placing of *B. perrieri* in *Bubbia*, écrit BONGERS, is very doubtful using cuticular characters only. CAPURON (1963), who described this species on exomorphic features, placed it in *Bubbia* in the absence of a better alternative. On the grounds of cuticular features it is also impossible to place it in any other genus and possibly it deserves generic status. BARANOVA (1972) arrived at the same conclusion ».

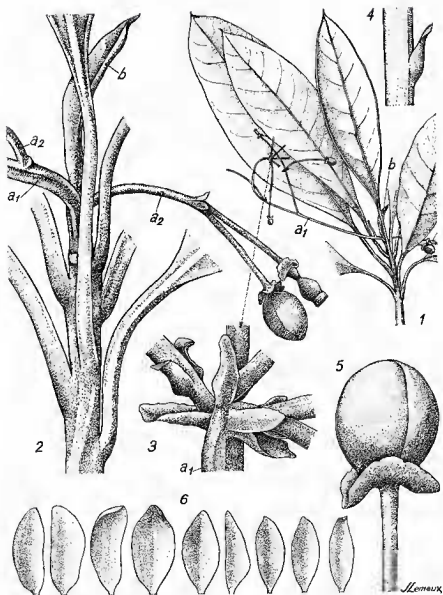
Dès 1972, j'étais parvenu de mon côté à la certitude que les caractères de l'inflorescence et surtout ceux du gynécée, joints à ceux que venait de découvrir BARANOVA, justifiaient la création d'un taxon à part, mais cette *Winteraceæ* indiscutable dans son identité familiale par beaucoup de caractères restait cependant, par le type de gynécée notamment, une entité scientifiquement inexplicable au sein même de la famille. Stimulé par la note de BARANOVA, j'avais cependant quelque scrupule à modifier la nomenclature sans apporter de solution à l'énigme structurale. J'ai noté ailleurs (6) comment je fus amené, beaucoup plus tard, à mettre en avant, malgré ce qu'elle pouvait avoir d'insolite dans le traitement d'une famille apocarpique, et de contradictoire à l'égard des auteurs précédents, la notion d'ovaire composé à carpelles ouverts. Hypothèse sans doute, et non faits, mais pratiquement imposée par ceux-ci, et en rendant si parfaitement compte qu'elle ne pouvait guère susciter de réserve fondamentale. Dès lors une lumière toute nouvelle se trouvait jetée sur la plante malgache, et un pas important accompli dans la connaissance des problèmes généraux liés à l'évolution des Angiospermes, et aussi à la taxogenèse de la flore malgache.

Les développements ci-dessous seront présentés en deux parties. En premier lieu sera créé, en accord avec M. BARANOVA, le genre *Takhtajania*, en hommage à l'éminent systématicien et phytogéographe de Léningrad. J'établirai ensuite la sous-famille des *Takhtajanioideæ*.



TAKHTAJANIA Baranova & Leroy, gen. nov.

Arbor 5-12 m alta, cortice († Perrier) crassa aromatica, omnino glabra. Rami foliiferi 2-5 mm diam. cicatricibus foliorum delapsorum rotundatis notati. Folia alterna, persistentia, apice ramulorum plus minusve conferta; petiolus 3-lacunar, usque ad 3,5 cm longus ima basi abrupte dilatatus; lamina membranacea, deusissime pellucidopunctata. Inflorescentiæ terminales elongatæ laxifloræ ramosæ, plus minusve pendentes, axibus gracilibus, bracteis bracteolisque alterne dispositis instructæ, pseudo-umbellas gerentes; axes pseudo-umbellarum 2-6, bracteolis parvis 1-2 v. 3, sæpe basi confertis instructi; pedicelli 10-40 mm longi, graciles; bracteæ inferiores lineari-subspathulatae (ad 15 mm longæ). Alabastra globosa (ca. 3,5 mm diam.); involucrum cupuliforme potullum, vix 2-lobatum (lobis valde rotundatis, ca. 2 mm latis, pellucido-punctatis); sepala 4 majora, inæqualia, leviter decussatim imbricata (ca. 7 × 4 mm) basi lata; petala 8-9 (11) parviora, subpetiolata in spiram disposita, pellucido-punctata; torus conicus (0,5-1 mm altus); stamina 12 (14), in spiram disposita (ca. 2 mm longa) filamentis crasso, obcuneato (usque ad 0,6 mm lato, 1,3 mm



Pl. 2. — *Takhtajania perrieri* (Capuron) Baranova & Leroy : 1, 2, 3, 4, rameau avec inflorescence terminale (a_1 , axe primaire de celle-ci; a_2 , axes secondaires; b , première feuille-bractée sur le rameau florifère); 5, bouton floral; 6, la série des pétales. (1, $\times 1/3$; 2, $\times 4$; 3, 4, $\times 10$; 5, $\times 8$; 6, $\times 6$).

longo), antheris subapicalibus oblique valde divergentibus, subsodiometricis (0,4-0,5 mm longis, 0,4 mm latis). Gynæcium 2-carpellatum, 1-loculare, longe obovoideo-complanatum (ca. 2,5 mm longo, 0,4-1 mm lato), manifeste erectum, stipitatum, basi longe attenuatum, apice abrupte attenuation v. subtruncatum, inter carpella extra sulco simili suturæ notatum, pellucido-punctatum, stylo robusto modice distincto v. subnullo; stigma ex laminis 2, epipillis, comatis, extensis, plus minusve cuneiformibus v. rotundatis, deorsum versus, parieti ovarii coherentibus, constans; aræ placentiferæ 2 plus minusve apicales; ovula 5-11 e placentarum pendentia. Fructus adultus ignotus (Pl. 2-4).

TYPUS GENERIS : *Takhtajania perrieri* (Capuron) Baranova & Leroy, *comb. nov.* (= *Bubbia perrieri* Capuron, *Adansonia*, ser. 2, 3 (3) : 373-378, 1963).

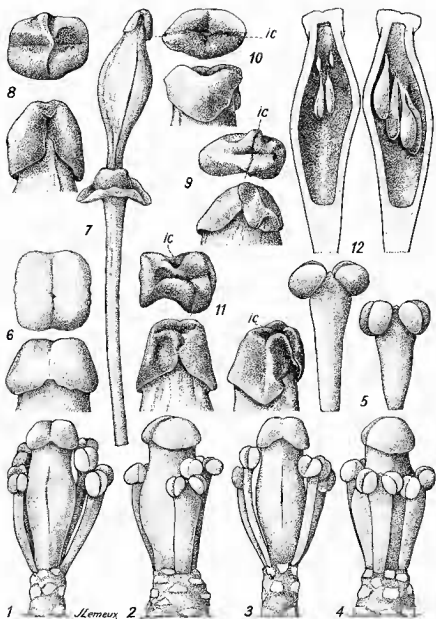
Voici la description anatomique de l'épiderme de *Takhtajania* rédigée par M. BARANOVA pour figurer dans cet article (Pl. 1, 1, 2)¹.

"Cuticle very thin. Upper epidermis: epidermal cells c. 30-60 × 30-36 µm, polygonal, with anticlinal walls straight and pitted. Midrib conspicuous, other veins not prominent. Lower epidermis: epidermal cells c. 39-60 × 27-36 µm, finely granular, polygonal; with anticlinal walls straight or curved, pitted. Midrib broad with epidermal cells that are longer than broad, other veins not prominent. Stomata confined to lower epidermis, randomly orientated, c. 27-30 × 21-24 µm, without alveolar plugs, with well developed outer stomatal ledges (to compare with *Zygogynum vieillardii* Baill. and *Bubbia oligocarpa* (Schlechter) Burt (Pl. 1, 3, 6), retuse at the poles; epidermal and poral walls of guard cells distinct; adjacent epidermal cells 4-5, unmodified—so stomatal apparatus anomocytic"... The specific feature of *Takhtajania perrieri* is that the epidermal walls of the guard cells in this plants are distinct in contrast to all species of *Bubbia* and many species of other genera in which they are usually indicated by broad granular bands of locally thick cuticle" (to see *Bubbia auriculata* Van Tieghem: Pl. 1, 4). Furthermore alveolar material which occurs in nearly all species of *Winteraceæ* is absent in *Takhtajania perrieri* as in some species of *Tasmantia* (Pl. 1, 5).

MORPHOLOGIE DE LA FEUILLE (Pl. 4). — Il est remarquable que le limbe foliaire soit à bords finement révolutés ("marginibus minute revolutis" notait CAPURON). En fait, ce caractère semble assez fondamental : les bords révolutés se prolongent *en plein* dans le pétiole, dans lequel ils restent plus ou moins décelables, avant de se fondre, semble-t-il, sur le dessus, de telle façon que le dessus du pétiole est plein, ou même en relief après avoir été quelque peu concave (en légère gouttière dans sa partie supérieure); il y a parfois deux rainures indiquant la nervure du pétiole qui prolonge la nervure médiane du limbe. Celle-ci, en section transversale, a la forme d'un V dont chaque branche est constituée de plusieurs faisceaux (3-4). En d'autres termes la nervure principale est comme pliée en deux, le limbe représentant des ailes latérales (Pl. 4).

Dans une série de sections transversales, on suit fort bien l'incorpora-

1. Margarita BARANOVA, Komarov Botanical Institute, Leningrad.



Pl. 3. — *Takhtajania perrieri* (Capuron) Baranova & Leroy : 1, 2, 3, 4, bouton floral dont le périanthe et 8 étamines ont été retirés $\times 16$; 5, étamines du même bouton, l'une extérieure (à droite), l'autre contiguë à l'ovaire (à gauche) $\times 20$; 6, stigmate vu du dessus (noter l'ébauche au centre des deux sutures carpellaires; le plan intercarpellaire est bien marqué) et latéralement (l'échancrure stigmatique indique le plan intercarpellaire) $\times 28$; 7, jeune fruit avec pédicelle (les deux lobes stigmatiques sont bien marqués, et aussi la ligne suturale intercarpellaire) $\times 6$; 8, stigmate $\times 14$; 9, 10, 11, stigmates de deux autres ovaires : les sutures carpellaires et intercarpellaires (ic) sont bien marquées $\times 14$; 12, fruit séparé en ses deux carpelles (il y avait 4 ovules par carpelle, mais les 2 ovules supérieurs du carpelle gauche sont tombés accidentellement) $\times 10$.

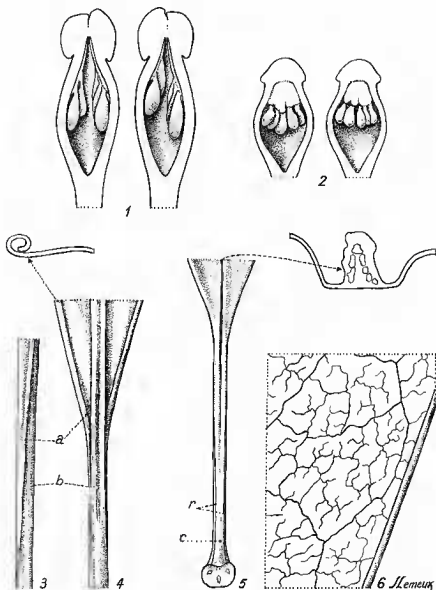
tion des bords limbaires au pétiole pour constituer la partie supérieure, légèrement bombée, de celui-ci. En outre, le limbe est strictement glabre et dorsi-ventral, mais dépourvu de tissu palissadique différencié; on n'y trouve aucune trace d'idioblaste sclérenchymateux.

Dans une plante primitive comme le *Takhtajania*, à inflorescences terminales, il y a des rapports particulièrement évidents entre le corps végétatif et la fleur : d'où l'intérêt d'une morphologie approfondie du système végétatif et de sa transformation progressive. La recherche de cette sorte de rapports relatifs au développement ontogénétique est le fondement même de la notion de *taxonomie syncrétique* définie par ailleurs (*Adansonia*, ser. 2, 16 (2) : 167-203 (1976).

* * *

L'aspect particulier de l'inflorescence n'avait pas échappé à CAPURON. Comme dans le *Bubbia* ou le *Belliohum* l'axe primaire de la pousse se prolonge en une inflorescence, mais ici *longuement* (25-30 cm), et sans prêter à confusion quant au caractère *terminal*. Le mécanisme de développement doit être, de ce fait, partiellement sympodial. Simplement, deux phénomènes, nouveaux par rapport à la phase végétative, interviennent : 1) des bractées-écailles se substituent aux feuilles ordinaires, persistantes elles aussi sur tous les axes de l'inflorescence. 2) les axes se ramifient : l'axe principal et les axes secondaires (axillés par des bractées-écailles) se terminent chacun par une pseudo-ombelle de 2-5 rayons, avec, le plus souvent, condensation des bractées et bractéoles à la base. Les axes tertiaires ou bras de la pseudo-ombelle portent 2 bractéoles alternes ou subopposées, ou une seule, quand ils n'en sont pas complètement dépourvus. Chaque fleur termine un axe tertiaire. L'inflorescence est terminale, à phyllotaxie alterne (spiralee), lâche — donc de type primitif. Quand survient la phase florale, la phase inflorescentielle de ramification se bloque, la phyllotaxie se modifie. Le premier pas dans l'édification de la fleur est la production d'un cycle de 2 (3-4?) phyllomes partiellement soudés et constituant un involucre, ce qu'on appelle communément le calice. Après quoi se forment les 4 phyllomes appelés « pétales » externes, considérés ici comme le calice : ils sont sensiblement sur 2 cycles, opposés-décussés. Dans un des deux boutons disséqués, l'un des sépales du 2^e cycle, particulièrement large, tenait la place de deux pièces. Aux sépales caractérisés par une *base large*, font suite, disposés en spirale, les 8-9 (11) pétales fixés par une *base ponctiforme* (pétales sub-pétiolés) (Pl. 2, 6) : ils sont de taille très inégale, les derniers formés étant généralement assez réduits. Ils occupent environ 2 pas de spire. Puis viennent les étamines, à *attache ponctiforme également*, occupant, elles, environ 3 tours de spire (Pl. 3, 1-5).

Dans mon interprétation, le gynécée du *Takhtajania* est bien uniloculaire, à placentation pariétale-apicale comme les auteurs l'ont vu, mais le trait « sensationnel », c'est que ce gynécée soit constitué de 2 carpelles ouverts, soudés, les stigmates valvaires étant toujours (à un degré variable) unis en une seule structure. Le fruit adulte est inconnu. Mais dans la fleur



Pl. 4. — *Takhtajania perrieri* (Capuron) Baranova & Leroy : 1, deux demi-pistils séparés selon le plan médian (perpendiculaire au plan intercarpellaire). Noter les deux aires placentaires, chacune avec 5 ovules, et le sillon supérieur entre les deux stigmates soudés; il n'y a pas de style, mais l'ovaire est franchement dressé; 2, les deux carpelles d'un pistil de bouton floral séparés; 3, 4, 5, détails d'une feuille. Noter la nervure en V (chaîne pliée), les bords révolutes du limbe vus du dessous (4) et du dessus (5); en bas du pétiole (5) il y a une rainure latérale (*r*) de part et d'autre d'un corps (*c*) représentant les deux bords du limbe soudés; 6, détails du limbe vu par transparence; noter les nervilles à extrémités libres. (1, 2, $\times 12$; 3, 4, $\times 4$; 5, $\times 2$; 6, $\times 4$).

ou dans le jeune fruit les ovules ou jeunes graines sont suspendus en deux ensembles (il y aurait deux paires de placentas soudés), chacun dans un carpelle, et les raphés sont dorsaux (par rapport aux placentas) (Pl. 4).

L'immense discontinuité qui sépare le stigmate du *Takhtajania* du stigmate winteracéen (sessile, linéaire, rayonnant) n'est nullement atténuée sur le plan des faits, mais l'intégration théorique permet de se représenter aisément le pont évolutionnel qui conduit de l'un à l'autre.

Sans doute la gamocarpellie est largement amorcée dans les *Winteraceæ*, et si la soudure est parfois à peine ébauchée (*Exospermum*), elle est pratiquement acquise chez le *Zygogynum*, genre endémique de Nouvelle-Calédonie. En fait, les phénomènes n'ont rien de comparable : chez celui-ci les carpelles sont nombreux (de 4 à 18 ou plus) et, malgré la concrescence, chacun garde strictement son individualité, les stigmates restant distincts.

La réalisation du gynécée du *Takhtajania* est une « grande première » phylogénétique dont la nouveauté est éclatante à plusieurs égards : verticalité de la forme, esquisse de style, position terminale du gynécée, large stigmate apical étalé en deux lobes valvaires selon une symétrie, une étendue et une disposition inconnues dans la famille; modalités mêmes du processus d'évolution où interviennent deux éléments complémentaires : d'une part réduction à deux du nombre de carpelles (ce qui suppose une cyclisation presque achevée), d'autre part leur concrescence précoce suivie, semble-t-il, de croissances secondaires (lesquelles pourraient être responsables de l'édification de la plus grande part de l'ovaire).

On peut penser que les primordiums carpellaires non seulement se soudent précocement, à l'état ouvert, mais qu'ils se ferment également précocement au sommet, dans la région qui sera stigmatifère. A l'état adulte les carpelles sont à la fois fermés (au niveau des stigmates) et ouverts (toute la cavité ovarienne) : les placentas descendent dorsalement du tissu volumineux (peut-être plus ou moins vestigial) enveloppé dans les lobes stigmatiques. L'homologie avec deux pétioles élargis (phyllodes) soudés bord à bord, les ailes limbaires restant ébauchées (d'où la rainure suturale), vient à l'esprit : essai maladroit, mais réussi, d'ovaire composé uniloculaire. Dans ce cas il n'y aurait pas lieu de rechercher la nervure principale de la sporophylle, le carpelle étant homologue du pétiole ou de la nervure principale plurifasciculée, ou de l'écaille bractéale. Dans le *Takhtajania* la nervure primaire de la feuille a la forme d'un V assez resserré et elle comporte environ 7 faisceaux, bien que la trace foliaire soit trilacunaire; les lobes stigmatiques pourraient représenter un limbe spécialisé.

Un tel bond de l'organisation carpellaire chez les *Winteraceæ* n'est comparable qu'à celui des *Monodoroideæ*, chez les *Annonaceæ*, famille dans l'ensemble à la fois plus ou moins spécialisée. Les *Canellaceæ* malgré leur pollen primitif sont à cet égard à un niveau au-dessus puisque l'apocarpie n'y existe plus et qu'elles ont un tube staminal.

Pour exprimer taxonomiquement l'originalité du *Takhtajania*, je propose d'élever ce taxon au rang de sous-famille, laquelle peut être ainsi définie :

TAKHTAJANIOIDEÆ Leroy, *subfam. nov.*

Folia stomatibus anomocyticis. Inflorescentiæ terminales. Ovarium 2-carpellatum, uniloculare, erectum, stipitatum; stylo modice distincto; stigmatibus 2 extensis connatis; areæ placentiferæ 2, plus minusve apicales.

GENUS TYPICUM : *Takhtajania* Baranova & Leroy.

REMARQUES GÉNÉRALES

Véritable « fossile vivant », le *Takhtajania* représente une lignée dont l'isolement est extrême. Il est l'un des plus précieux témoins de la taxogénèse gondwaniennne des *Winteraceæ*, et son caractère relictuel ne fait aucun doute; on ne le trouve d'ailleurs qu'en un point strictement localisé de la Grande Ile (une montagne du Nord-Ouest), et sous forme monotypique.

La nouvelle interprétation ici donnée du gynécée de la plante malgache, entraîne à envisager une série d'hypothèses nouvelles de portée générale, et finalement à dégager un fort argument en faveur de l'origine gondwaniennne des Angiospermes. Certes, l'on savait qu'une *Winteracée* existait à Madagascar, mais celle-ci rattachée au genre australasien *Bubbia*, n'avait livré à la science aucun de ses secrets. Nous nous trouvons en fait devant le représentant d'une sous-famille nouvelle¹ de *Winteracées*, complètement isolée géographiquement et morphologiquement. Pas question, donc, d'imaginer une venue à Madagascar plus ou moins récente. La vue selon laquelle " the species of *Bubbia* on Madagascar reached it from the east by long-distance dispersal " du fait que " its fruits are fleshy and perhaps it is readily dispersed " (7) doit être maintenant écartée. L'originalité de la plante atteste non seulement son ancienneté, mais son ancienneté à Madagascar : elle est peut-être la plus ancienne Angiosperme endémique de Madagascar. On peut supposer que les ancêtres magnolialéens beaucoup moins évolués en particulier à bois homoxylé et à pollen monosulqué, ont vécu dans l'aire africano-malgache. Les bifurcations évolutives ont donné les *Winteraceæ* (bois homoxylé et pollen uniaperturé), les *Canellaceæ* (bois hétéroxylé et pollen toujours monosulqué), les *Annonaceæ* (bois hétéroxylé, pollen uniaperturé-monosulqué) (11).

Il est remarquable que les trois seules familles ou sous-familles de Magnoliales à ovaire composé uniloculaire soient fondamentalement de l'hémisphère Sud, et toutes présentes en Afrique, deux d'entre elles y étant confinées : *Annonaceæ-Monodoroideæ*, *Canellaceæ*, *Winteraceæ-Takhtajanioidæ*.

Mais il y a aussi dans l'aire africano-malgache beaucoup de Magnoliales typiquement polycarpiques : *Myristicaceæ*, *Annonaceæ* (pollen uniaperturé); *Monimiaceæ*, *Hernandiaceæ*, *Lauraceæ* (pollen triaperturé).

1. Seuls les caractères du pollen, assez proches, d'après LOBREAU-CALLEN (4), de ceux de *Belitotum* m'ont retenu, pour le moment, d'insérer une famille nouvelle.

Certes, dans l'ensemble, l'archaïsme est moins grand que dans le Sud-Est asiatique (8, 10), mais de nombreuses critiques fort judicieuses (1, 7) ont été formulées contre l'hypothèse d'une origine des Angiospermes dans cette partie du Monde, laquelle aurait plutôt constitué une aire de refuge. Il semble dans ces conditions que l'on puisse admettre comme hypothèse que les Angiospermes aient pu prendre naissance dans le Gondwana au Crétacé inférieur. Les souches ancestrales seraient aujourd'hui toutes éteintes et aucun vestige n'en aurait été encore trouvé. De toute façon les Angiospermes primitives actuelles sont à beaucoup d'égards déjà très évoluées. Les cas du *Takhtajania* et des Canellacées entre autres montrent que des degrés très hauts sont déjà atteints. Le *Takhtajania*, si arriéré qu'il soit par son bois de Gymnosperme et beaucoup de ses caractères floraux, a cependant « inventé », et probablement d'emblée, la placentation pariétale. Caractère très évolué dans l'ensemble des Magnoliales, elle peut être aussi, donc, un caractère primitif dans l'ensemble des Dicotylédones, notion qui semble assez nouvelle.

Il y a aussi dans cette plante, l'éblouissante démonstration d'un extraordinaire bond en avant de l'organe femelle non seulement dans une lignée par rapport aux autres lignées, mais encore, à l'intérieur de la lignée, par rapport à l'organe mâle resté assez proche de celui de genres comme *Bellium* ou *Bubbia*. La force de la théorie est telle qu'elle entraîne à admettre des faits semblant incroyables. Il a fallu, c'est sûr, un long chemin ou une marche très rapide (radiation adaptative), pour que les Angiospermes parviennent au niveau winteracéen, mais l'« invention » de l'ovaire à carpelles ouverts était presque immanquable puisque très tôt trois lignées étroitement apparentées l'ont mise à leur actif. On sait par ailleurs l'immense succès que cet organe a connu dans le développement des Angiospermes, mais que dire d'un peu solide quant aux raisons de ce succès dans la sélection naturelle? Quelques suggestions ont été formulées (9). En fait, l'avantage immédiat n'est pas évident. Le succès plus lointain a pu venir de ce qu'il y avait accroissement des potentialités évolutives : l'organe composite à symétrie équilibrée permettant un plus grand nombre d'agencements¹. L'« invention » aurait été « gratuite », mais décisive par son potentiel de préadaptation.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) AUBRÉVILLE, A., 1974. — Les origines des Angiospermes, *Adansonia*, ser. 2, 14 (1) : 5-27; (2) : 145-198.
- (2) BARANOVA, M., 1972. — Systematic anatomy of the leaf epidermis in the Magnoliaceae and some related families, *Taxon* 21 (4) : 447-469.
- (3) BONGERS, J. M., 1973. — Epidermal leaf characters of the Winteraceae, *Blumea* 21 : 381-411.
- (4) LOBREAU-CALLEN, D., 1976. — Le pollen de *Bubbia perrieri* R. Capuron (Winteraceae), *Adansonia*, ser. 2, 16 (4) : 445-460.

1. L'évolution est, de façon générale, liée à la composition; la pirogue, la barque « monoxyles », si admirables qu'elles soient, restent primitives.

- (5) CAPURON, R., 1963. — Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar. XII, Présence à Madagascar d'un nouveau représentant (*Bubbia perrieri* R. Capuron) de la famille des Wintéracées, *Adansonia*, ser. 2, 3 (3) : 373-378.
- (6) LEROY, J.-F., 1977. — A compound ovary with open carpels in Winteraceae (Magnoliales) : Evolutionary implications, *Science* 196 : 977-978.
- (7) RAVEN, P. H & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperm Biogeography and Past continental movements, *Ann. Missouri Bot. Garden* 61 (3) : 569-673.
- (8) SMITH, A. C., 1970. — The Pacific as a key to flowering plant history, *University of Hawaii, Harold L. Lyon Arboretum Lecture*, n° 1 : 1-26.
- (9) STEBBINS, G. L., 1974. — *Flowering Plants. Evolution above the Species level*, Belknap Press, Cambridge, Mass.
- (10) TAKHTAJAN, A., 1969. — *Flowering Plants, Origin and Dispersal*, Oliver and Boyd, Edinburgh, 310 p.
- (11) WALKER, J. W., 1976. — Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms, in FERGUSON, I. K. & MULLER, J., *The evolutionary significance of the exine*, *Linn. Soc. Symposium Series*, n° 1 : 251-308.